

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie



**Veronika Kadlecová**

Mykorhiza ve fosilním záznamu

Mycorrhiza in fossil record

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jiří Kvaček, Csc.

Praha 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 21.05.2015

Podpis

# 1 Obsah

2	Úvod .....	6
3	Historie studia mykorhizy .....	6
4	Fosilní houby v Čechách .....	7
5	Mykorhizní symbióza .....	8
5.1	Princip mykorhizy .....	8
5.2	Arbuskulární mykorhiza .....	9
5.3	Orchideoidní mykorhiza .....	11
5.4	Erikoidní mykorhiza .....	13
5.5	Ektomykorhizní symbióza .....	14
5.6	Přechodné typy mykorhizní symbiózy .....	15
5.6.1	Arbutoidní mykorhiza .....	15
5.6.2	Monotropoidní mykorhiza .....	15
5.6.3	Ektendomykorhiza .....	15
5.6.4	DSE-asociace .....	16
5.7	Mykotrofie .....	16
6	Mykorhiza ve fosilním záznamu .....	17
6.1	Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy .....	17
6.1.1	Nejstarší nálezy glomeromycet .....	17
6.1.2	Rhynie Chert .....	18
6.1.3	Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy z mladšího paleozoika .....	19
6.1.4	Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy z mezozoika a kenozoika .....	20
6.2	Fosilní doklady ektomykorhizní symbiózy .....	20
6.3	Fosilní doklady erikoidní mykorhizy .....	21
6.4	Fosilní doklady orchideoidní mykorhizy .....	22
7	Mykorhizní symbióza a výstup rostlin na souš .....	22
8	Pozorování fosilních kořenů ze spodního miocénu .....	24
8.1	Materiál .....	24
8.2	Metodika .....	24
8.3	Popis vzorků .....	24
9	Diskuze .....	26
10	Závěr .....	26
11	Poděkování .....	27

12	Použitá literatura.....	27
----	-------------------------	----

## **Abstrakt**

Mykorhizní symbióza je dnes rozšířená u naprosté většiny suchozemských rostlin. Pro oba účastníky symbiózy představuje mykorhiza významný zdroj obživy a může jim také poskytovat ochranu nebo pomoci přežít v méně pohostinném prostředí. Je pravděpodobné, že stejně důležitá byla mykorhiza i v minulosti a hrála důležitou roli v etapách vývoje rostlinstva, například při výstupu rostlin na souš.

Pro svůj hospodářský význam je v současnosti mykorhizní symbióza předmětem mnoha výzkumů. Existuje také množství prací, které se věnují studiu fosilní mykorhizy, ale zájem o tuto problematiku zatím není velký.

## **Abstract**

Mycorrhizal symbiosis is present in the vast majority of extant land plants. Mycorrhizae represent a significant source of nutrients for both partners of the symbiosis and can also provide them with protection or help them survive in less hospitable environment. Mycorrhizae is believed to have been just as important in the past and played a major role in evolution of plants, for example in the transition of plants onto land.

Mycorrhizal symbiosis is an object of many research works today for its agricultural importance. There is an amount of publications on research of fossil mycorrhizae, but there is still little interest in this issue.

## 2 Úvod

Termín mykorhiza, vzniklý spojením řeckých slov *mykés* (houba) a *rhíza* (kořen), označuje symbiózu hub s kořeny rostlin. V nějakém druhu symbiózy s houbou žije dnes převážná většina rostlin. Soužití je pro obě strany natolik důležité, že řada druhů mykorhizních hub by bez výživy rostlinami nepřežila, a stejně tak některé hostitelské rostliny jsou na výživě houbou životně závislé.

Mykorhiza ovlivňuje celou řadu rostlinných funkcí, od příjmu minerálních látek z půdy, přes vodní provoz, ochranu před patogeny a stresovými faktory, až po druhové složení rostlin na stanovištích (Vohník 2006). Z fosilního záznamu je mykorhiza známá už u nejstarších rostlin a lze se domnívat, že měla značný význam už pro první rostliny na souši a jejich další vývoj. Tato práce si klade za cíl shrnout dosavadní znalosti o fosilní mykorhize a její důležitosti pro život rostlin a jejich vývoj, a dále zhodnotit možnosti dalšího výzkumu.

## 3 Historie studia mykorhizy

První pozorování houbových hyf v kořenech rostlin pochází z 19. století. Zprvu se vedly debaty o jejich fyziologické funkci, ale už v roce 1885 popsal Albert Bernard Frank tento jev jako mykorhizu – symbiózu mezi houbami a kořeny rostlin (Selosse et al. 2014). Původně se předpokládalo, že se jedná o vzácný jev, ale další výzkumy ukázaly opak. Dnes se předpokládá, že v symbióze s houbami žije asi 95% rostlinných druhů, a naopak případy, kdy rostlina netvoří mykorhizu, jsou výjimkou (Gryndler 2013).

Dnes používané rozdělení typů mykorhiz se opírá především o práci profesora J. L. Harleaye, který shrnul znalosti o mykorhize v druhé polovině 20. století. Studiu mykorhizy je v současné době věnována velká pozornost zejména pro její ekologický a hospodářský význam.

Fosilní mykorhiza se většinou zkoumá v rámci paleobotaniky nebo paleomykologie spolu s dalšími fosilními houbami. U nás se problematice fosilní mykorhizy dosud nikdo hlouběji nevěnoval.

## 4 Fosilní houby v Čechách

Studium fosilních hub je značně ztíženo tím, že houby špatně fosilizují. Jejich těla jsou tvořena měkkými houbovými vlákny a schopnost dobře fosilizovat mají jen některé části (spory, sklerocia). Paleomykologie se vyvíjela společně s paleobotanikou, také proto, že zbytky hub jsou často nalézány společně se zbytky rostlin, nebo přímo na tělech rostlin (v uhelných slojích nebo prokřemenělých rostlinných pletivech).

Fosilní houby byly popisovány už od poloviny 19. století a postupně byl vytvářen a zdokonalován systém fosilních hub. První přehled fosilních hub popsal ve svém díle A. Meschinelli roku 1892. Rozsáhlejších paleomykologických prací však nebylo mnoho, většinou se publikace zaměřovaly na detailní výzkum menších skupin, proto se systémy fosilních hub objevují spíše v paleobotanických učebnicích. Například další rozsáhlý systém, včetně charakteristik, stratigrafického postavení a ilustrací, napsal Julius Pia pro učebnici paleobotaniky Maxe Hirmera v roce 1927.

Nejčastěji byly popisovány houbovité útvary na otiscích listů, protože se v souvislosti s paleobotanickými nálezy nacházely velmi často (Holý 1965). Otisky však neobsahují dostatek struktur ke studiu a mají tedy malou hodnotu. Největší hodnotu pro studium mají zbytky těl hub se zachovanou vnitřní stavbou, které mohou fosilizovat za příhodných podmínek, ale nacházejí se vzácně. Třetí popisovanou skupinou jsou části těl hub schopné fosilizace, především spory a sklerocia.

Systematické zařazení fosilních hub je složité. Dokonce i u žijících druhů hub se potýkáme s problémy, například jsou u některých zástupců zvlášť popisovaná nepohlavní stádia životního cyklu (anamorfy), aniž by bylo známo, ke kterému pohlavnímu stádiu (teleomorfy) daný druh patří. Vzhledem k relativně malému množství nálezů fosilních hub a špatné schopnosti fosilizace některých struktur je systematické zařazení fosilních hub ještě obtížnější. Zejména na otiscích chybí znaky a struktury, podle kterých by bylo možné systematickou příslušnost správně určit.

K dobře určeným houbám v Čechách patří plodnice *Trametites eocenica* Knobloch a Kotlaba 1994 z čeledi Polyporaceae nalezená v pískovcích starosedelského souvrství na Sokolovsku (Knobloch et al. 1996).

## 5 Mykorhizní symbióza

### 5.1 Princip mykorhizy

Mykorhizní symbióza funguje ve většině případů jako oboustranně prospěšné soužití. Mykorhiza se vyskytuje zejména u rostlin cévnatých, ale byla objevena také u některých mechorostů (zde se ale neužívá termínu mykorhiza, protože mechorosty netvoří pravé kořeny). Pojem mykorhiza se používá také k označení orgánu, který vznikne poté, co houba kolonizuje kořen rostliny.

Některé rostliny nejsou schopny přežít bez soužití s houbami, jiné na nich nejsou závislé, ale využívají jich. Jen malé množství rostlin mykorhizní symbiózu nevyužívá vůbec.

Houby, které tvoří mykorhizu, se řadí mezi Glomeromycota, Ascomycota a Bazidiomycota.

Princip mykorhizní symbiózy je umožněn následujícími vlastnostmi hub:

- Mycelium houby má větší rozsah a menší průměr vláken než kořenový systém rostliny a je schopné proniknout i do míst, která jsou kořenům nepřístupná.
- Houba je schopna přímé výměny látek mezi myceliem a okolním prostředím, a s buňkami hostitelské rostliny.
- Mycelium houby umožňuje transport látek cytoplasmou na velké vzdálenosti.

Symbiotická houba tak umožňuje hostitelské rostlině efektivněji získávat vodu a minerální látky z okolního prostředí, často z prostoru mnohonásobně většího, než jaký by rostlina obsáhla vlastním kořenovým systémem. Na oplátku je houba od rostliny živena látkami vzniklými fotosyntézou.

Pro všechny typy mykorhizní symbiózy platí, že hyfy hub nepronikají hluboko do kořene hostitelské rostliny, ale kolonizují pouze buňky kořenové pokožky (rhizodermis) a primární kořenové kůry (až na výjimky několika hostitelských rostlin exotických čeledí). Především nekolonizují buňky středního válce, kde se nachází vodivá pletiva rostliny.

Existuje několik hlavních typů mykorhizní symbiózy:

- Arbuskulární mykorhizní symbióza (dříve označovaná jako vezikulo-arbuskulární mykorhiza, ale tento termín se dnes už nepoužívá)



- Orchideoidní mykorhizní symbióza
- Erikoidní mykorhizní symbióza
- Ektomykorhizní symbióza

Arbuskulární, Orchideoidní a Erikoidní mykorhizy patří mezi endomykorhizní typ symbiózy. To znamená, že houba při kolonizaci kořene proniká dovnitř buněk hostitelské rostliny. Ektomykorhizní symbióza je typ symbiózy, kdy se houbová vlákna nachází pouze v mezibuněčných prostorech kořene. Mezi těmito dvěma základními typy existuje několik přechodných typů mykorhizní symbiózy, a to ektendomykorhizní symbióza, arbutoidní mykorhizní symbióza a monotropoidní mykorhizní symbióza.

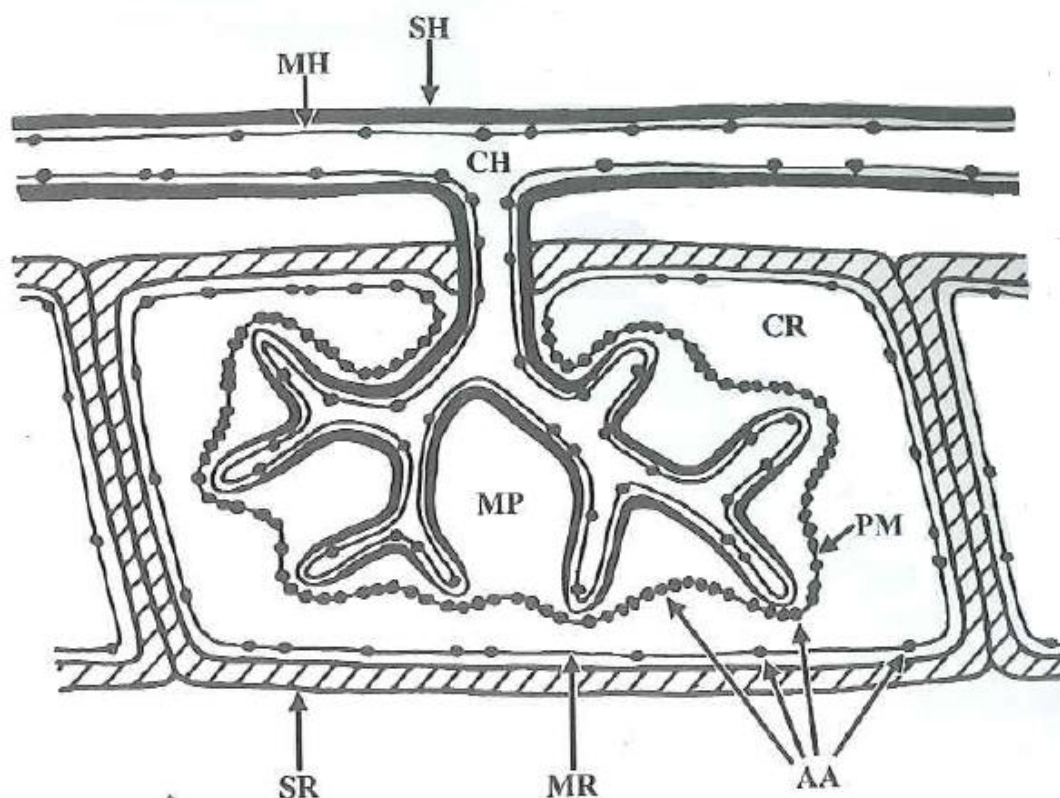
Jeden druh rostlin může tvořit více typů mykorhizních symbióz a jedna rostlina může být zároveň kolonizována více druhy hub. Stejně tak jedna houba může zároveň kolonizovat více různých rostlin. To vedlo ke vzniku zvláštních ekologických vazeb mezi některými rostlinami, kdy jedna rostlina parazituje na druhé prostřednictvím symbiotické houby. Některé druhy stromů, zejména v tropech, využívají mykorhizní houby k výživě svých semenáčků, kterým tak poskytují výhodu (Gryndler 2004).

## 5.2 Arbuskulární mykorhiza

Název tohoto typu symbiózy je odvozen od pojmenování útvaru, který houby tvoří uvnitř buněk hostitelské rostliny – arbuskula. Dlouho se používal název vesikulo-arbuskulární myrkohiza (VAM), ale vzhledem k výzkumům, které ukazují, že vezikuly tvoří jen asi 80% hub účastnících se této symbiózy, byl tento název změněn na arbuskulární mykorhiza (AM) (Smith a Read 2008).

Jedná se pravděpodobně o nejstarší a nejrozšířenější typ mykorhizní symbiózy. Byla pozorována u většiny rostlin krytosemenných a nahosemenných, dále u kaprad'orostů a dokonce jatrovek (Smith a Read 2008). Houby, které tvoří arbuskulární mykorhizy, se řadí do řádu Glomerales. Dříve byly součástí skupiny Zygomycota, ale ukázalo se, že jde o polyfyletickou skupinu. Na základě molekulárních výzkumů bylo vyčleněno samostatné oddělení Glomeromycota, které se zřejmě vyvinulo ze stejného předka jako oddělení Ascomycota a Bazidiomycota (Schüßler et al. 2001).

Houby řádu Glomerales tvoří nepřehrádkované mycelium s velkým množstvím jader. Při tvorbě mykorhizy mycelium proniká do kořene hostitelské rostliny a prorůstá prvních několik vrstev buněk. Na myceliu se (kromě spor) tvoří dva typy útvarů: vezikuly a arbuskuly. Kulovité nebo nepravidelné útvary vzniklé rozšířením hyfových vláken se nazývají vezikuly. Neví se přesně, k čemu slouží, ale předpokládá se u nich zásobní funkce. Arbuskuly jsou orgány, které mykorhizní houba tvoří uvnitř buněk kořene. Jsou mnohonásobně vidličnatě větvené, čímž je dosaženo velkého povrchu, a od mycelia nejsou odděleny žádnou přepážkou. Arbuskuly slouží k výměně látek mezi houbou a hostitelskou rostlinou.



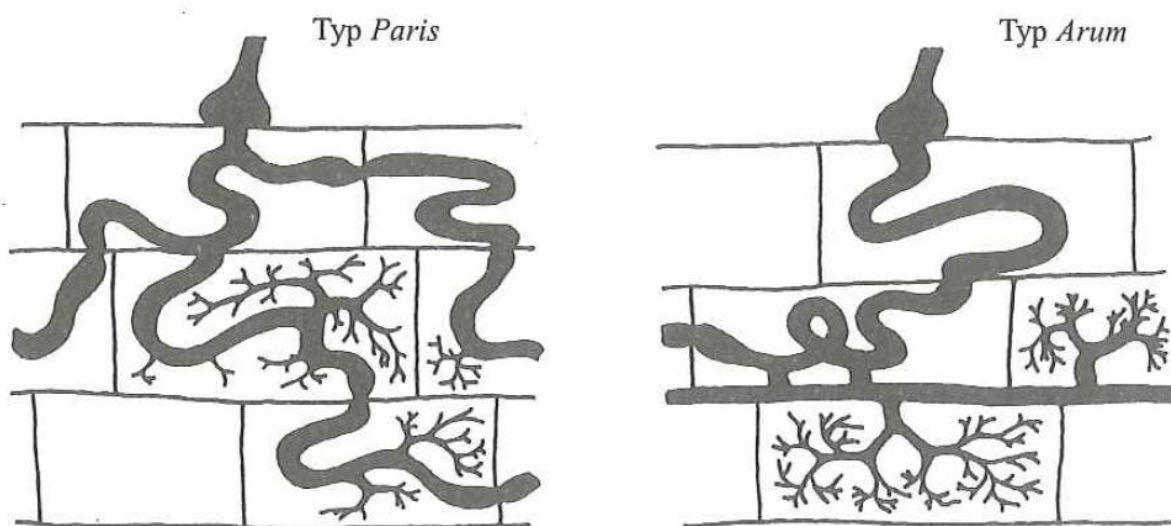
Obr. 1 Schéma arbuskuly: SR – buněčná stěna hostitelské rostlinné buňky, MR – cytoplasmatická membrána rostlinné buňky, CR – cytoplasma rostlinné buňky, CH – cytoplasma buňky houby, MH – cytoplasmatická membrána buňky houby, SH – buněčná stěna buňky houby, PM – periarbuskulární membrána (= vchlípená cytoplasmatická membrána rostlinné buňky), MP – mezilehlý prostor, AA – lokalizace ATPázové aktivity. Gryndler 2004

Při průniku do buňky nenarušuje houba plasmatickou membránu buňky. Ta se vchlípuje dovnitř (nazývá se periarbuskulární membrána) a mezi arbuskulou a membránou vzniká

mezilehlý prostor. Mycelium houby tak nepřichází do přímého kontaktu s cytoplasmou buněk hostitele.

Podle morfologie rozlišujeme dva typy arbuskulární mykorhizy (pojmenované podle druhů rostlin, u kterých byly popsány):

- Typ *Arum* – Mycelium houby se šíří především mezibuněčným prostorem (apoplastem) kořenů aronu. V hlubších vrstvách kořenové kůry se tvoří větve pronikající do buněk hostitele a na jejich konci vznikají arbuskuly.
- Typ *Paris* – Mycelium houby se šíří výhradně vnitřním prostorem buněk (symplastem) kořenů vraního oka. Vytváří velký počet závitů s arbuskulami.



Obr. 2 Schematické znázornění morfologických typů arbuskulárních mykorhiz: Typ *Paris* a typ *Arum*. Gryndler 2004

Morfologický typ mykorhizy není druhově specifický. Kromě těchto dvou hlavních typů existují i další morfologické typy, ale vyskytují se vzácně.

### 5.3 Orchideoidní mykorhiza

Název je odvozen od čeledi Orchidaceae, u které se tato symbióza vyskytuje. Tento typ mykorhizy nebyl popsán u žádné jiné čeledi. Houby, které tvoří orchideoidní mykorhizu, patří

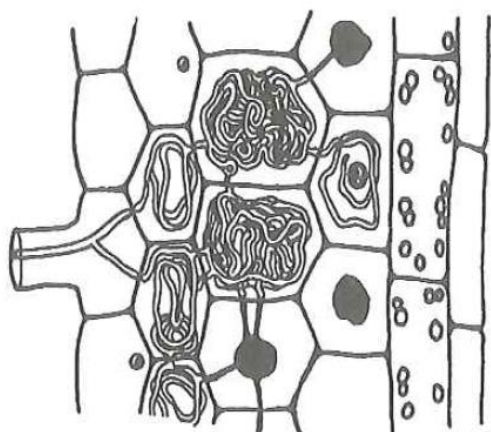
do třídy Bazidiomycetes. Většina byla popsána jako anamorfní rody, které jsou postupně přiřazovány k teleomorfům.

Rostliny čeledi Orchidaceae jsou natolik přizpůsobené soužití s houbou, že bez ní nedokážou v přírodě přežít. Jejich kořenový systém není rozsáhlý, kořeny mají velký průměr, a tedy malý povrch a nejsou schopny zajistit rostlině dostatek živin. Semena orchidejí neobsahují dostatek zásobních látek, které by živily klíčící rostlinu, a ta je tak zcela závislá na výživě houbou. Některé druhy v dospělosti ani nevytváří fotosyntetizující orgány a vyživují se pouze pomocí mykorhizních hub. Na druhou stranu není prokázáno, že symbiotická houba v každém případě získává výživu od hostitelské rostliny, jako je tomu u ostatních mykorhiz. Orchideoidní mykorhiza může fungovat jako oboustranně prospěšné soužití (symbióza), nebo jako parazitismus, a to jak ze strany rostliny, tak houby (Gryndler 2004).

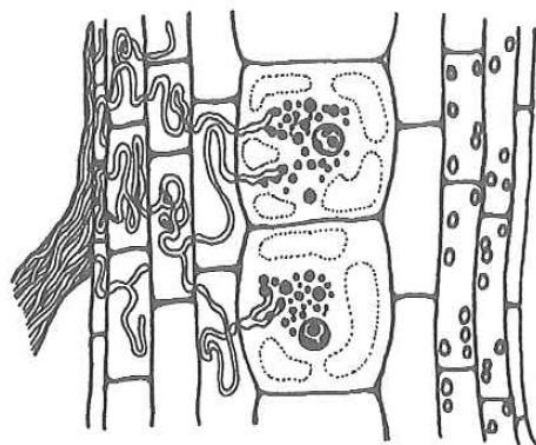
Způsob soužití, kdy se hostitelská rostlina plně vyživuje látkami dodávanými houbou, ale houba z této symbiózy nemá užitek, se nazývá mykotrofie. Tento pojem bude vysvětlen dále, protože se nevyskytuje pouze u orchideoidní mykorhizy (kapitola 4.7).

Orchideoidní mykorhiza je další typ endomykorhizní symbiózy (hyfy hub vstupují dovnitř kořene hostitelské rostliny), ale je morfologicky odlišná od arbuskulární mykorhizy. Po kolonizaci kořene se mycelium houby šíří symplastem. Proniká prvními vrstvami buněk a poté se bohatě větví a opět spojuje a vytváří uvnitř buněk (tyto buňky se nazývají hostitelské buňky) útvary nazývané smotky (pelotony). Ty časem podléhají rozkladu. Není jasné, zda je původcem rozkladu rostlina nebo sama houba. Buňky, ve kterých se nachází rozkládající se mycelium, se nazývají stravovací. Tento typ orchideoidní mykorhizy se nazývá tolypofágní forma a vyskytuje se u naprosté většiny orchidejí.

U několika druhů tropických orchidejí byl pozorován druhý typ orchideoidní mykorhizy – ptyofágní forma. Mycelium v buňkách netvoří smotky, ale odškrcuje membránové měchýřky, které buňky rozkládají.



Tolypofágní forma



Ptyofágní forma

Obr. 3 Formy orchideoidní mykorhizní symbiózy. /Podle Bernarda (1909) a Burgeffa (1936)./ Gryngler 2004

## 5.4 Erikoidní mykorhiza

Název je opět odvozen od hostitelských rostlin, u kterých se symbióza vyskytuje, řádu Ericales. Symbiotické houby jim pomáhají získat dostatek živin z chudých půd, na kterých tyto rostliny rostou. Toto soužití není tak pevné jako v případě orchideoidní mykorhizy. Rostliny z řádu Ericales tvoří i jiné typy mykorhiz, typ arbutoidní a typ monotropoidní, které budou popsány dále. Houby, které tvoří erikoidní mykorhizu patří do třídy Ascomycetes.

Erikoidní mykorhiza je třetí typ endomykorhizní symbiózy. Mycelium hub nejprve obalí kořeny hostitelských rostlin a nahrazuje kořenové vlášení, které tyto rostliny nemají. Během tohoto procesu pronikají některé hyfy do pokožkových buněk kořene nebo do prvních vrstev buněk primární kůry. Zde pomocí závitů tvoří smotky (pelotony), které na rozdíl od smotků u orchideoidní mykorhizy mají dlouhou životnost.

Houby tvořící erikoidní mykorhizu mají dvě důležité vlastnosti. Jsou schopné po nějakou dobu žít saprotrófně a tak přežívat v půdě bez svých rostlinných hostitelů 10 až 20 let, čímž umožňují rychlou kolonizaci těchto rostlin v případě jejich zavlčení na lokalitu (Gryndler 2004). Také dokážou pronikat do kořenů rostlin, které nejsou jejich hostiteli, narušovat jejich kořeny a pronikají až do středního válce. Tím pomáhají svým hostitelským rostlinám se na lokalitě šířit a převládat nad ostatními rostlinnými druhy. Některé erikoidní mykorhizní houby tvoří zároveň ektomykorhizní symbiózu s okolními stromy. Rostliny se tak mohou vzájemně

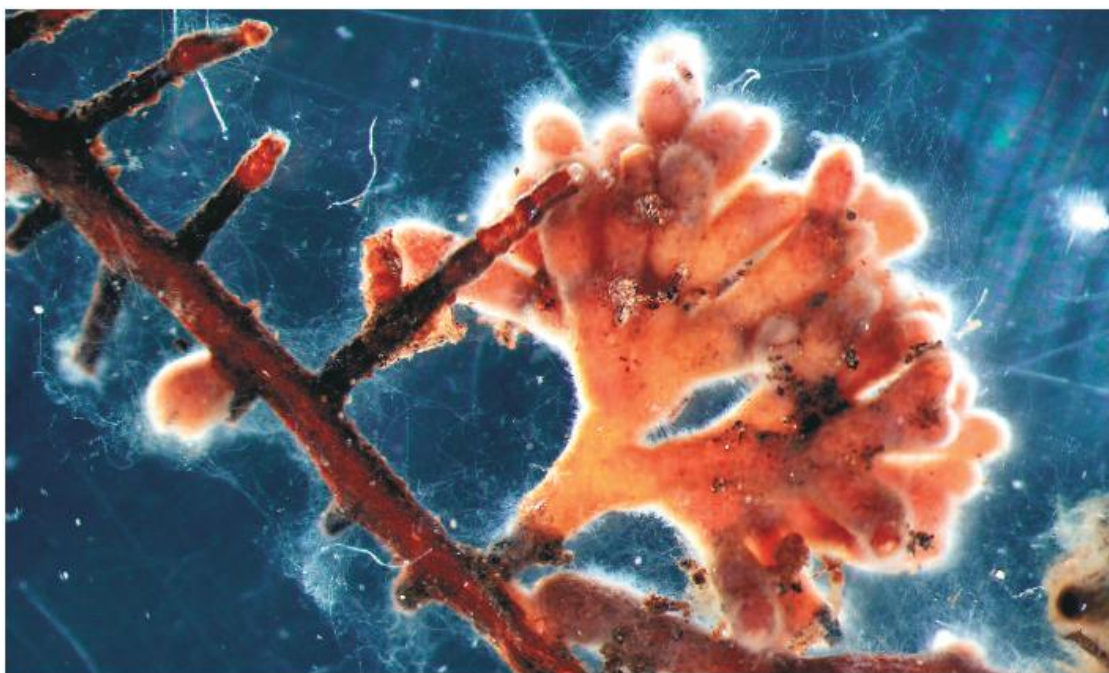


podporovat, buď přímou výměnou látek, nebo nepřímo výživou symbiotické houby (Vohník 2008).

## 5.5 Ektomykorhizní symbióza

Ektomykorhizní symbióza je typ mykorhizy, kdy hyfy symbiotických hub nepronikají dovnitř buněk hostitelské rostliny. Této symbiózy se účastní asi 2 000 druhů rostlin, především stromů a keřů, nejvíce v mírném až subpolárním podnebném pásu, ale také v tropických lesích (Gryndler 2004). Houby, které tvoří ektomykorhizní symbiózu, patří do tříd Basidiomycetes a Ascomycetes.

Z morfologického hlediska se ektomykorhizní symbióza liší od endomykorhizních typů zejména tím, že mění vnější tvar kořene hostitelské rostliny. Hyfy hub kolonizují jemné postranní kořeny, narušují kořenovou čepičku a tím znemožňují další prodlužování kořene. Kolonizovaný kořen tloustne a má obvykle kyjovitý tvar, může docházet také k vidličnatému větvení kořene. Mycelium houby se mnohonásobně větví a obaluje kořen celistvou sítí hustě propletených hyf. Tato síť se nazývá hyfový plášť. Obvykle jsou u povrchu kořene hyfy těsně propleteny a na vnější straně hyfového pláště mají volnější strukturu. Kolonizovaný kořen netvoří kořenové vlášení.



Obr. 4 Ektomykorhizní kořen smrku. Foto M. Vohník.

Mycelium dále proniká do mezibuněčných prostor rhizodermis a prvních vrstev primární kůry, kde tvoří strukturu, která se nazývá Hartigova síť. Při pronikání mezibuněčným prostorem houba pomocí enzymů rozpouští střední lamelu buněčných stěn a mechanickým tlakem od sebe buňky oddaluje. Pomocí Hartigovy sítě probíhá výměna látek mezi houbou a rostlinou.

Ektomykorhizní symbióza je nejznámějším typem mykorhizy, protože některé houby, které se jí účastní, tvoří jedlé plodnice.

## 5.6 Přechodné typy mykorhizní symbiózy

### 5.6.1 Arbutoidní mykorhiza

Jedná se o další typ mykorhizy vyskytující se u zástupců řádu Ericales. Symbiotické houby patří mezi Bazidiomycota. Mycelium houby tvoří hyfový plášť a mění vnější tvar kořene, což je typické pro ektomykorhizní symbiózy, ale dále se chová jako endomykorhizní symbióza a proniká do buněk kořene hostitelské rostliny. Houby, které se účastní této symbiózy, mohou současně s jinými rostlinami tvořit ektomykorhizy (Gryndler 2004).

### 5.6.2 Monotropoidní mykorhiza

Opět se vyskytuje u zástupců řádu Ericales, čeledi Ericaceae, podčeledi Monotropeae. Symbiotické houby patří také mezi Bazidiomycota. Mycelium také tvoří hyfový plášť, uvnitř kořene pak Hartigovu síť, a dovnitř buněk prorůstá pouze krátkými výběžky, které se nazývají kolíčkovitá haustoria (Gryndler 2004). Hostitelské rostliny, které se účastní tohoto typu mykorhizy, jsou nezelené a uhlíkaté látky získávají od symbiotických hub, které tvoří mykorhizy také s jinými rostlinami. Jedná se tedy o mykotrofii.

### 5.6.3 Ektendomykorhiza

Jedná se v podstatě o ektomykorhizní symbiózu, u které ale hyfy hub zasahují také dovnitř buněk hostitelské rostliny. Není však jasné, zda je ektendomykorhiza samostatný typ mykorhizní symbiózy, nebo pouze anomálie ektomykorhizy, protože u pozorovaných kořenů nebyla mezi typickou ektomykorhizou a mykorhizou s vnitrobuněčnými hyfami ostrá hranice (Gryndler 2004).

#### 5.6.4 DSE-asociace

Je to málo prozkoumaná symbióza hub a rostlin, někdy také nesprávně nazývaná pseudomykorhiza (Gryndler 2004). Název DSE pochází z anglického Dark Septate Endophytes, podle skupiny hub, které tuto symbiózu tvoří. Mycelium houby je tmavé a přehrádkované. Obvykle obaluje kořen hostitelské rostliny a proniká do mezibuněčných prostor, kde tvoří hustou síť. Může pronikat i dovnitř buněk, kde tvoří závitě.

Dříve se předpokládalo, že jde pouze o parazitizmus houby na rostlině. Nové výzkumy však ukazují, že DSE-asociace může být prospěšná také pro rostlinu a jedná se tedy o mykorhizní symbiózu (Vohník 2006).

### 5.7 Mykotrofie

Mykotrofie je zvláštní případ mykorhizní symbiózy, kdy rostlina získává od houby nejen vodu a minerální látky z půdy, ale také uhlíkaté látky, které houba získává od dalších fotosyntetizujících rostlinných hostitelů. Tímto způsobem se živí přes 500 druhů rostlin, z nichž téměř polovinu tvoří zástupci čeledi Orchidaceae (Selosse et al. 2014).

Mykotrofie může mít různé podoby. Nejznámější je stav, kdy se mykoheterotrofní rostliny živí pomocí hub, které tvoří ektomykorhizní symbiózu se stromy. Zvláštní případ představují některé tropické rostliny tvořící mykorhizu se saprotrofními houbami, které se živí rozkladem dřeva nebo opadu listů.

Mykoheterotrofní nejsou pouze nezelené druhy rostlin, pro které symbiotická houba představuje jediný zdroj uhlíkatých látek. Některé zelené druhy čeledi Orchidaceae a Ericaceae využívají částečně vlastní fotosyntézu a částečně zdroje poskytované symbiotickou houbou, a to v různé míře. Pro tuto částečnou mykotrofii se používá termín mixotrofie. Předpokládá se, že mykotrofie se pravděpodobně vyvinula z mixotrofního způsobu výživy, který je původnější (Selosse et al. 2014).

Mykotrofie se neomezuje pouze na semenné rostliny. Pomocí symbiotických hub se živí například gametofyt plavuníků (rod *Diphasiastrum*), který je podzemní a neschopný fotosyntézy (Urfus a Vít 2009).



## 6 Mykorhiza ve fosilním záznamu

Houby jsou považovány za velmi starou skupinu organismů. Předpokládá se, že se mohly vyčlenit z ostatních skupin před více než jednou miliardou let (Taylor et al 2015). Spolu s dalšími mikroorganismy zřejmě kolonizovaly souš dávno před prvními suchozemskými rostlinami.

Hyfy přítomné v rostlinných pletivech se mohou zachovat spolu s fosilizací rostliny. Máme proto dobře dochované doklady o mykorhizní symbióze například u skupiny Cordaitales (Němejc 1959). Mykorhiza je popisována už u nejstarších psilofytních rostlin (Taylor et al. 2015). To vedlo k domněnce, že mykorhizní symbióza měla zásadní vliv na výstup rostlin na souš (např. Schüßler et al. 2001; Brundrett 2002).

### 6.1 Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy

Arbuskulární mykorhiza (AM) je nejstarší typ mykorhizy. Předpokládá se, že se vyvinula už při kolonizaci souše rostlinami, ale fosilní doklady chybí (více v kapitole 6). Pravděpodobně se vyskytovala u všech předků dnešních rostlin a představuje původní stav, ze kterého se vyvinuly ostatní typy mykorhiz nebo schopnost některých rostlin přežít bez přítomnosti houbového symbionta (Cairney 2000). Fosilní doklady pochází jednak z nalezených fosilií glomeromycet, většinou spor, a jednak z hyf a mykorhizních útvarů nalezených ve vhodně fosilizovaných kořenech rostlin.

#### 6.1.1 Nejstarší nálezy glomeromycet

Molekulární výzkumy ukazují, že skupina Glomeromycota se oddělila od ostatních hub přibližně před 1 200 až 1 400 miliony lety (Heckman et al. 2001). Fosilní nálezy glomeromycet z proterozoika a počátku paleozoika jsou však vzácné a jejich interpretace byla později přehodnocena (Dotzler et al. 2006).

Nejstarší nález, který byl s jistotou identifikován jako fosilní houba z oddělení Glomeromycota, je *Palaeoglomus grayi* D. Redecker, Kodner a L.E. Graham, pochází z ordovického dolomitického vápence ve Wisconsinu, USA. Jedná se o zbytky hyf a nepohlavní

spory morfologicky podobné současným glomeromycetům. Předpokládá se, že jsou přibližně 460 milionů let staré, ale není možné zcela vyloučit kontaminaci mladšími sporami (Taylor et al. 2015). Vzhledem k charakteru nálezu nebylo možné potvrdit, zda tento druh žil v symbióze s rostlinami.

### 6.1.2 Rhynie Chert

Velké množství spor glomeromycet bylo nalezeno v oblasti Rhynie Chert ve Skotsku. Jedná se o oblast s mimořádně dobře zachovanými silicifikovanými zkamenělinami (tafonomické okno, Lagerstätte) spodnodevonského stáří, přibližně 400 milionů let. Byly zde nalezeny spory glomeromycet i jiných hub, dále fosilní řasy, sinice, lišejníky, cévnaté rostliny a členovci. Předpokládá se, že se jednalo o neobvyklé prostředí s horkými prameny a přítomností těžkých kovů v půdě (Taylor et al. 2015). Bylo zde nalezeno několik typů spor glomeromycet, například sférické spory z rodu *Palaeomyces*, které jsou na nalezišti hojně rozšířené (Taylor et al. 2015). Některé byly nalezeny samostatně, jiné v asociaci s rostlinami.

Další zajímavý nález představují spory nalezené v částečně rozložených pletivech plavuně *Asteroxylon mackiei* (Dotzler et al. 2006). Spory mají klíční štítek, odvozený znak, který se u recentních glomeromycet vyskytuje pouze u rodu *Scutellospora* (Glomeromycota, Diversisporales, Gigasporaceae). Protože spolu se sporami nebyly nalezeny hyfy, nebylo možné zařadit nález k rodu *Scutellospora*, a byl zaveden nový rod *Scutellosporites* Dotzler, M. Krings, T.N. Taylor and Agerer.

Rhynie Chert také představuje nejstarší doloženou symbiózu hub s cévnatými rostlinami. Plazivé stonky psilofytů rostliny *Aglaophyton major* jsou kolonizovány nepřehrádkovanými hyfami, které pronikají do vrstev buněk pod pokožkou. Uvnitř těchto buněk byly nalezeny bohatě vidličnatě větvené struktury morfologicky totožné s arbuskulami, které se vyskytují u současných rostlin (Remy et al. 1994). Ztlustění buněčné stěny pozorované u kolonizovaných buněk zřejmě představuje odpověď rostliny na kolonizaci houbou, podobně jako je tomu u současných rostlin. Tyto morfologické změny ukazují, že rostlinná buňka byla v době kolonizace houbou naživu, což naznačuje, že se skutečně jednalo o oboustranně prospěšnou mykorhizní symbiózu. Pro houby nalezené uvnitř pletiv *Aglaophyton major* byl zaveden fosilní rod *Glomites* Taylor, Remy, Hass et Kerp (Taylor et al. 1995).

Gametofyt druhu *Aglaophyton major*, původně popsán jako *Lyonophyton rhyniensis*, byl také kolonizován houbou rodu *Glomites* (Taylor et al. 2005). Hyfy prorůstají mezibuněčně

prostor protokormu a uvnitř buněk tvoří arbuskuly. Nález ukazuje, že jak sporofyty, tak gametofyty prvních rostlin byly schopné tvořit symbiózu s houbami.

V plazivých stoncích *Horneophyton lignieri*, dalšího rostlinného druhu z naleziště Rhynie Chert, byly také nalezeny zbytky hub, ačkoli arbuskuly pozorovány nebyly. Nález je zajímavý tím, že kromě glomeromycet byly v rostlinných pletivech identifikovány houby pododdělení Mucoromycotina, skupiny hub ještě starší než Glomeromycota (Strullu-Derrien 2014). Nové výzkumy ukazují, že v symbióze s Mucoromycotina žijí dnes některé mechorosty a plavuně, tedy druhy, které tvoří symbiózu také s glomeromycety. Někdy se oba druhy hub vyskytují současně. Tento nález vyvolává otázku, zda byly Glomeromycota prvními a jedinými houbovými symbionty nejstarších rostlin.

Nálezy z Rhynie Chert významně podpořily teorii, podle které hrála mykorhiza klíčovou roli při výstupu rostlin na souš. O této teorii bude pojednáno v samostatné kapitole.

### 6.1.3 Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy z mladšího paleozoika

V mladších obdobích byly opět nacházeny převážně spory. Mnoho nálezů spor pochází z uhelných nalezišť karbonského stáří z Evropy a Severní Ameriky (Taylor et al. 2015). Nalezené spory morfologicky připomínají spory recentních glomeromycet, především rod *Glomus*. Některé byly nalezeny v pletivech stromovitých plavuní.

U stromovitých plavuní, které dominovaly v karbonských bažinatých lesích přibližně před 300 miliony lety, byla také pozorována arbuskulární mykorhiza (Krings et al. 2011). Nálezy pochází z uhelných slojí z Dulesgate (Lancashire) a Halifaxu (Yorkshire) ve Velké Británii. Hyfy hub kolonizovaly podzemní orgány plavuní označované fosilním rodem *Stigmaria*. Hyfy prorůstaly mezibuněčným prostorem, kde tvořily vezikuly nebo spory, a pronikaly dovnitř buněk, kde tvořily větvené útvary interpretované jako arbuskuly. Podzemní orgány stromovitých plavuní (*stigmaria*) nejsou pravými kořeny, jsou větvemi, z nichž vyrůstaly apendices, morfologicky odpovídající listům. Nález mykorhizní symbiózy ve stigmarích podporuje teorii, podle které při tvorbě mykorhizy nezáleží na typu rostlinného orgánu, ale na jeho funkci, ačkoli současná mykorhiza se vyskytuje téměř výhradně v kořenech rostlin.

#### 6.1.4 Fosilní doklady arbuskulární mykorhizy z mezozoika a kenozoika

Další dobře dochovaný nález mykorhizy pochází z naleziště Fremouw Peak v Antarktidě z období triasu, kde byly nalezeny zkřemenělé části nahosemenných rostlin (Stubblefield et al. 1987a). Byly pozorovány nepřehrádkované hyfy, které kolonizovaly kořeny cykasu rodu *Antarcticycas*. Hyfy tvořily struktury morfologicky podobné sporám a vezikulám dnešních AM hub. Uvnitř buněk kořene tvořily hyfy vidličnatě větvené útvary morfologicky podobné arbuskulám. Dále byly pozorovány přehrádkované hyfy pronikající hluboko do kůry kořene, o kterých se předpokládá, že patřily jinému, pravděpodobně saprotrfnímu nebo parazitickému druhu hub.

Ze stejné oblasti pochází nález nepřehrádkované hyfy s útvarem, který připomíná sporokarp recentního rodu *Sclerocystis* (Glomeromycota, Glomerales, Glomeraceae), a množstvím spor (Stubblefield et al. 1987b). Fosilie byla nalezena samostatně, bez spojení s rostlinami.

V kenozoiku byla arbuskulární mykorhiza pozorována u vyhynulého jehličnanu *Metasequoia milleri* (Stockey et al., 2001). Fosilie pochází z naleziště Princeton chert site v Kanadě z období eocénu. Nepřehrádkované hyfy kolonizují kořeny metasekvoje, kde se šíří z jedné buňky do druhé, tvoří závitý a arbuskuly. Nález odpovídá morfologickému typu *Paris*.

Další nálezy fosilních glomeromycet, zejména spor, z období mezozoika a kenozoika jsou poměrně vzácné, zřejmě pro nedostatek vhodných fosilií a nedostatek studií věnovaných fosilním kořenům (Taylor et al. 2015).

### 6.2 Fosilní doklady ektomykorhizní symbiózy

Ektomykorhizní symbióza (EcM) je daleko mladší než arbuskulární mykorhiza. Houboví symbionti se zřejmě vyvinuli ze saprotrfních askomycetů a bazidiomycetů během mezozoika. Některé ektomykorhizní houby tvoří jedlé plodnice, proto se předpokládalo, že EcM se vyvinula zhruba ve stejné době jako tyto houby, tedy přibližně před 130 miliony lety. Tento názor byl později přehodnocen, protože ne všechny bazidiomycety tvoří tak složité rozmnožovací orgány. Vznik ektomykorhizní symbiózy pravděpodobně nastal už dříve v mezozoiku, poté, co se objevily složitější bazidiomycety přibližně před 220 miliony lety. (Cairney 2000).

Předpokládá se, že EcM se vyvinula hned několikrát nezávisle na sobě. Měla zřejmě vliv na rozvoj nahosemenných, a později krytosemenných stromů, které postupně nahradily druhy tvořící arbuskulární mykorhizu (Taylor 2015). Ektomykorhizní houby jsou schopné aktivně zvětrávat minerální zrna v půdě a zajistit tak rostlinám minerály, které by jejich kořeny nedokázaly získat. Rozvoj ektomykorhizní symbiózy je taky zřejmě jeden z faktorů, které vedly k poklesu atmosférického CO<sub>2</sub> za posledních 120 milionů let (Taylor et al. 2015).

Ektomykorhizní symbióza tvoří dobře rozpoznatelné morfologické struktury, které se mohou zachovávat ve fosilním záznamu, například Hartigova síť v prokřemenělých kořenech nebo hyfový plášť. Navzdory těmto předpokladům je fosilní záznam ektomykorhizy poměrně chudý.

Nejstarší nález pochází ze spodního eocénu z naleziště v západní Indii (Taylor et al. 2015). Jedná se o fosilní kořen zachovaný v jantaru s postranními kořínky v různém stádiu kolonizace houbou. Mycelium houby se rozprostírá všemi směry, což naznačuje, že v době zalití bylo ještě naživu. Houbový symbiont byl popsán jako *Eomelanomyces cenococcoides* z oddělení Ascomycota.

Další dobře dochovaný nález ektomykorhizní symbiózy pochází z naleziště Princeton chert v Kanadě ze středního Eocénu, přibližně před 50 miliony lety (LePage et al. 1997). Ektomykorhiza byla pozorována u permineralizovaných kořenů jehličnanů. Malé postranní kořeny se mnohonásobně dichotomicky větví a neobsahují kořenové vlášení, což jsou typické znaky ektomykorhizní symbiózy. Uvnitř postranních kořenů byla pozorována Hartigova síť a na povrchu hyfový plášť s přehrádkovanými hyfami. Houbový symbiont připomíná recentní rody *Rhizopogon* a *Suillus*.

## 6.3 Fosilní doklady erikoidní mykorhizy

Erikoidní mykorhiza je specializovaný typ mykorhizy vyskytující se pouze u rostlin řádu Ericales (Vřesovcotvaré). Nejstarší nález rostlin tohoto řádu představuje *Paleoenkianthus sayrevillensis* ze svrchní křídý New Jersey (Taylor et al. 2009). Molekulární výzkumy ukazují, že rozvoj askomycetů, které se účastní erikoidní mykorhizy, nastal přibližně ve stejnou dobu (Cairney 2000). Houboví symbionti se zřejmě vyvinuli ze saprotrfních askomycetů.

Lze se tedy domnívat, že erikoidní mykorhiza vznikla v období křídý, přibližně před 140 miliony lety (Cairney 2000). Rostliny z řádu Ericales jsou známy ze svrchní křídý jižních

Čech (Heřmanová ústní sdělení). Jednoznačný fosilní nález erikoidní mykorhizy však prozatím chybí.

## 6.4 Fosilní doklady orchideoidní mykorhizy

Orchideoidní mykorhiza je další specializovaný typ mykorhizy, který se vyskytuje výhradně u čeledi Orchidaceae. Ačkoli jsou dnes orchideje celosvětově rozšířené, jejich fosilní záznam je chudý. Molekulární výzkumy naznačují, že se tato skupina vyvinula už koncem křídý, ale nejstarší fosilní nález *Eoorchis miocaenica* pochází až z miocénu (Taylor et al. 2009). Nalezené fosilie jsou většinou otisky, u kterých není možné pozorovat mykorhizní symbiózu. V českém terciéru nebyly nalezeny žádné makroskopické zbytky orchidejí.

## 7 Mykorhizní symbióza a výstup rostlin na souš

Mykorhizní symbióza je přítomná u naprosté většiny současných rostlin, a to včetně mechorostů. Představuje důležitý zdroj minerálních látek a některé druhy rostlin jsou na ní životně závislé. Houby tvořící mykorhizu jsou známy už ze staršího paleozoika a předpokládá se, že se vyvinuly už v proterozoiku. Pravděpodobně kolonizovaly souš dříve než rostliny. Tyto poznatky, a rozšiřující se znalosti o současné mykorhize, vedly k domněnce, že mykorhizní symbióza hrála klíčovou roli při výstupu rostlin na souš.

První suchozemské rostliny neměly pravé kořeny. Půda byla chudá na živiny a nedokonalý kořenový systém zřejmě nebyl schopný zajistit rostlinám dostatečný přísun minerálních látek (Brundrett 2002). Rozsáhlá myceliální síť hub, díky které jsou schopné zajistit přísun i těžko dostupných živin, mohla pomoci rostlinám vyrovnat nedostatky vlastního kořenového systému.

Tuto myšlenku prezentovali zřejmě jako první Pirozynski a Malloch už v roce 1975, kdy ještě chyběly fosilní nálezy, které by tuto teorii podpořily. Od té doby byly nalezeny další fosilie mykorhizních hub a poté i samotné mykorhizy (více v kapitole 6.1).

Nejstarší nálezy, které byly interpretovány jako mykorhizní symbióza, pocházejí z naleziště Rhynie Chert ze spodního devonu. Jsou tedy mladší, než první nalezené suchozemské rostliny. Ukazují však dobře vyvinutou mykorhizní symbiózu, velice podobnou

té, kterou známe u recentních rostlin. Konečné podobě tohoto vztahu, jak ho známe z naleziště Rhynie Chert, pravděpodobně předcházela složitý vývoj na straně houby i hostitelské rostliny. Lze se domnívat, že samotná symbióza vznikla dříve, pravděpodobně už u prvních rostlin, které kolonizovaly souš (Remy et al. 1994).

Ačkoli tedy existuje mnoho nálezů na podporu teorie o vlivu mykorhizy na výstup rostlin na souš, přímý fosilní důkaz zatím chybí. Nejstarší suchozemské rostliny se zachovaly většinou v podobě otisků, u kterých není možné pozorovat kolonizaci houbovými hyfami (Taylor et al. 2009). Navíc mají některé mykorhizní struktury (arbuskuly) krátkou životnost, proto je nedostatek fosilních důkazů pochopitelný (Subblefield et al. 1987a).

Existuje více teorií, jak a kdy se mykorhizní symbióza u rostlin vyvinula (Schüßler et al. 2001):

- Houby žily v symbióze s rostlinami už ve vodním prostředí.
- Rostliny nejprve vystoupily na souš a později se vyvinula symbióza s houbami.
- Mykorhizní houby se vyvinuly ze saprotrfních nebo parazitických hub.
- Houby tvořily symbiózu s jinými autotrofními druhy, například sinicemi, ještě před výstupem rostlin na souš, a poté se pouze přizpůsobily složitějšímu soužití s rostlinami.

Není známo, jestli se mykorhiza vyvinula už ve vodním prostředí.

Brundrett (2002) uvedl teorii, podle které se mykorhizní houby vyvinuly ze saprotrfních endofytů. Pro saprotrfní houby představovaly rostliny zdroj uhlíku, a průnik do rostlinných pletiv jim mohl zajistit ochranu před parazity nebo predátory přítomnými v půdě. Stejně tak houba mohla rostlině poskytovat ochranu před jinými, agresivnějšími druhy hub. Evoluční tlak v tomto případě zřejmě působil ve směru vzájemně prospěšných interakcí hub a rostlin. Houby musely vyvinout způsob, jak proniknout do pletiv hostitele, aniž by mu škodily. Došlo ke vzniku složitých mechanismů, pomocí kterých se houba a rostlina navzájem rozpoznaly. Původně se zřejmě oba účastníci symbiózy živili trávením pletiv toho druhého, ale postupně došlo ke vzniku složitějších struktur, které umožňovaly efektivnější výměnu látek. Houby byly schopny zprostředkovat rostlinám dostatek minerálních látek, které byly limitující pro jejich růst, a rostliny se tak staly na symbiotických houbách závislými. Také pro houby se symbióza s rostlinami stala životně důležitým zdrojem látek.

Bez ohledu na to, jak přesně mykorhizní symbióza vznikla, představuje zřejmě původní stav předků dnešních rostlin. Bonfante a Selosse (2010) na základě molekulárních studií označili arbuskulární mykorhizu jako synapomorfii všech zelených rostlin (Embryophyta).

Mykorhizní symbióza se běžně nachází také u mechorostů, a jedná se zřejmě o homologickou symbiózu k té, která se vyskytuje u rostlin cévnatých (Wang a Qiu 2006). To napovídá, že už mechorostům, které byly na souši dříve než cévnaté rostliny, zprostředkovávaly přístup k vodě a minerálním látkám symbiotické houby.

„Ironií je, že mykorhizní asociace je starší než kořeny, které ji definují (-rhiza).“  
(Bonfante a Selosse 2010)

## **8 Pozorování fosilních kořenů ze spodního miocénu**

### **8.1 Materiál**

Zlomky fosilních kořenů pocházejí ze severočeské hnědouhelné pánve, z mosteckého souvrství. Stratigraficky náleží toto souvrství spodnímu miocénu. Vzorky byly odebrány v blízkosti sloje ve velkolomu Tušimice v roce 2014. Srovnávací materiál, recentní kořeny borovice lesní byly odebrány z borového hájku v blízkosti obce Neratovice.

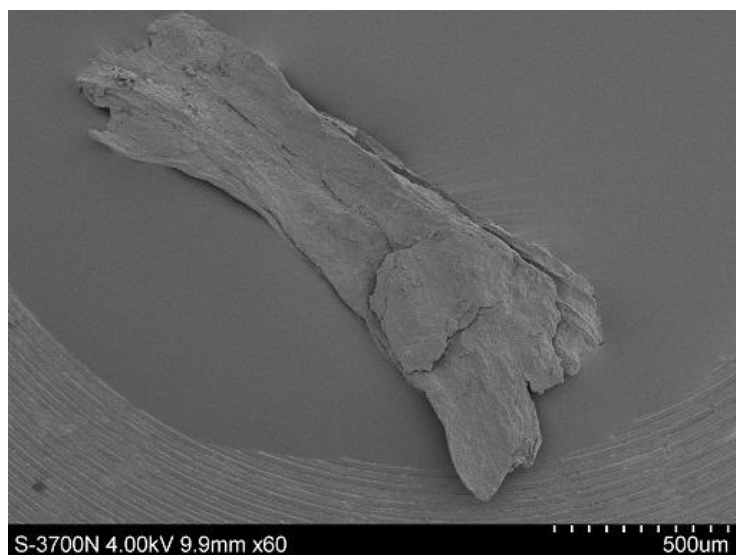
### **8.2 Metodika**

Jílovce byly rozvolněny pomocí roztoku uhličitanu sodného a vody. Následně byly vzorky plaveny, síťovány (velikost oka 0.5 mm) a usušeny. Vybírání materiálu z výplavu probíhalo pod mikroskopem Olympus SZX 12. Následně byl vybraný materiál montován pomocí laku na nehty na nosiče SEM. Vzorky byly pokryty tenkou vrstvou zlata pro větší kvalitu obrazu. Po té pozorovaný pod rastrovacím elektronovým mikroskopem Hitachi 7000.

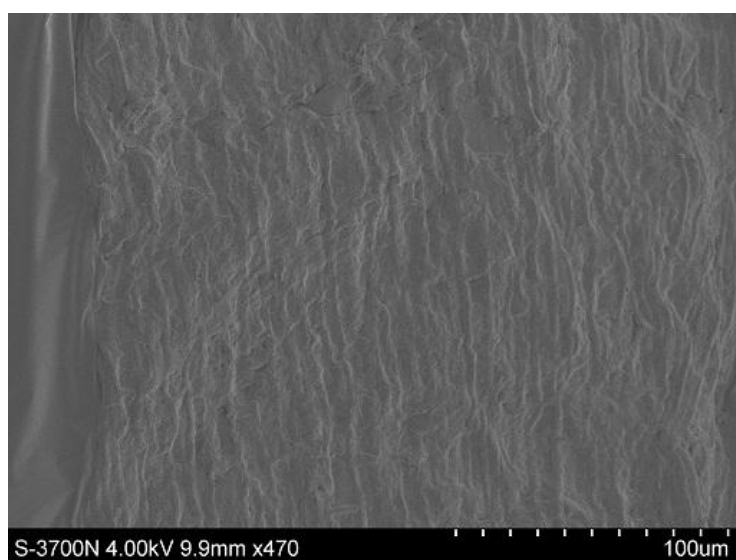
### **8.3 Popis vzorků**

Na fotografiích z elektronového mikroskopu (obr. 5, 6) je patrný víceméně hladký, jemně brázděný povrch fosilních kořenů. Mykorhizní struktury nebyly pozorovány. Na obr. 7 je detail kořene borovice s jemnými vláknitými mykorhizními hyfami obklopujícími kořen v podobě hyfového pláště. Tato struktura je typická pro ektomykorhizní symbiózu.

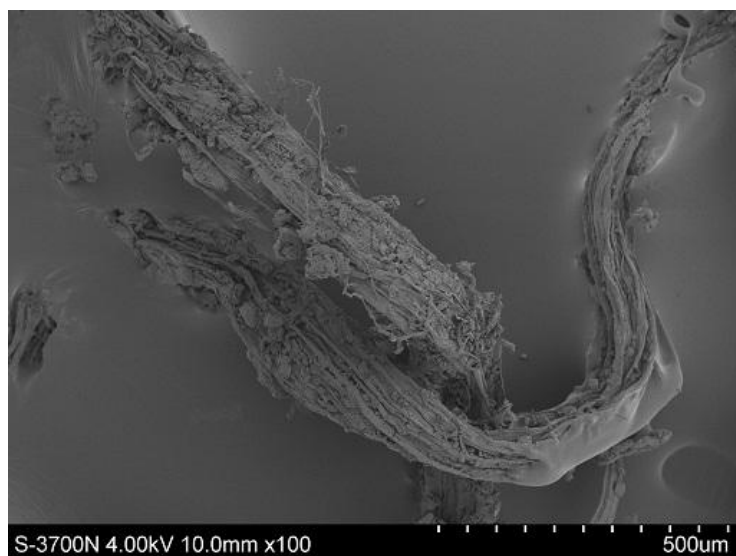




Obr. 5 Část fosilního kořene.



Obr. 6 Fosilní kořen – detail povrchu.



Obr. 7 Mykorhizní kořen borovice.

## 9 Diskuze

Fosilní záznam mykorhizní symbiózy je poměrně chudý, ačkoli její existenci v minulosti je nutné předpokládat. To je zapříčiněno obtížnou fosilizací houbových pletiv a krátkou životností některých mykorhizních struktur (arbuskul), nebo neschopností některých typů fosilií (otisků) zachovávat mykorhizní struktury. Dalším důvodem je, že paleobotanici věnují studiu fosilních kořenů jen malou pozornost, protože pro studium rostlin nejsou tak důležité jako nadzemní části. Proto je potřeba provést detailní průzkum fosilních kořenů a pátrat po houbových strukturách.

Většina nalezených fosilií mykorhiz pochází z prokřemenělých částí rostlin. Na území České republiky jsou tři lokality, které jsou z hlediska studia mykorhizy perspektivní. První je zkřemenělá rašelina karbonského stáří z oblasti Nová a Stará Paka, kde by teoreticky bylo možné najít arbuskulární mykorhizu. Další jsou kořenové horizonty z křídly – cenomanu (Pecínov, Praha-Hloubětín, Horoušany, Brník) a spodního miocénu (Tušimice), kde by se mohla vyskytovat ektomykorhizní symbióza, zatím se ji však nepodařilo prokázat.

## 10 Závěr

Mykorhizní symbióza podstatně ovlivňuje život rostlin i hub. Pro rostliny představuje efektivnější způsob získávání minerálních látek a vody z půdy, často z prostoru mnohonásobně většího, než jaký by obsáhl kořenový systém rostliny. Umožňuje jim růst na chudých půdách, nebo snazší přístup k těm látkám, které by pro ně byly na stanovišti limitující. Některé symbiotické houby napadají kořeny rostlin jiných druhů, aby umožnily svým hostitelským rostlinám lépe se šířit. Houba může také zprostředkovávat spojení mezi rostlinami stejných i různých druhů, které se tak mohou vzájemně podporovat, nebo přinejmenším méně soupeřit o zdroje. Některé druhy rostlin jsou schopné pomocí této sítě částečně nebo zcela parazitovat na okolních rostlinách, což může vést až ke ztrátě schopnosti provádět fotosyntézu. Semena orchidejí nejsou schopny bez přítomnosti symbiotické houby vyklíčit, a jejich semenáčky jsou první roky života na výživě houbou zcela závislé. Pro

symbiotické houby představuje mykorhiza zejména přísun uhlíkatých látek, ale prostředí kořene může sloužit i jako ochrana před patogeny nebo predátory v půdě.

Mykorhizní symbióza ovlivňovala život rostlin i v minulosti, zřejmě už od jejich výstupu na souš. Je možné, že pro suchozemské rostliny představuje původní způsob získávání látek z půdy. Pravděpodobně hrála klíčovou roli při kolonizaci suchozemského prostředí rostlinami i při dalším vývoji a rozšíření rostlinstva.

Navzdory důležitosti mykorhizní symbiózy a rostoucímu zájmu o výzkum recentní mykorhizy je však jejímu studiu ve fosilním záznamu zatím věnovaná malá pozornost.

## 11 Poděkování

Děkuji RNDr. Jiřímu Kvačkovi, Csc. za konzultace a pomoc při psaní práce, a RNDr. Jakubovi Sakalovi, Ph.D. za poskytnuté materiály. Děkuji Ing. Lence Váchové z Národního muzea za asistenci při práci se SEM. Národnímu muzeu děkuji za poskytnutí jeho laboratoří včetně SEM mikroskopu.

## 12 Použitá literatura

Bonfante, P., Selosse, M.-A. (2010). A glimpse into the past of land plants and of their mycorrhizal affairs: from fossils to evo-devo. *New Phytologist* 186: 267-270.

Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275-304.

Cairney, J. W. G. (2000). Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* 87: 467-475.

Dotzler, N., Krings, M., Taylor, T. N., Agerer, R. (2006). Germination shields in *Scutellospora* (Glomeromycota: Diversisporales, Gigasporaceae) from the 400 million-year-old Rhynie chert. *Mycological Progress* 5: 178-184.

Gryndler, M., Baláž, M., Hršelová, H., Jansa, J., Vosátka, M. (2004). Mykorhizní symbióza – O soužití hub s kořeny rostlin. Academia.

Gryndler, M. (2013). Mykologie. Univerzita J. E. Purkyně v Ústí nad Labem, Přírodovědecká fakulta.

Heckman, D. S., Geiser, D. M., Eidell, B. R., Stauffer, R. L., Kardos, N. L., Hedges, S. B. (2001). Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants. *Science* 293: 1129-1133.

Holý, F. (1965). Paleomykologie severočeského terciéru. Aspirantské minimum. 60.str.

Knobloch, E., Konzalová, M., Kvaček, Z. (1996). Die obereozäne Flora der Staré Sedlo-Schichtenfolge in Böhmen (Mitteleuropa). *Rozpravy Českého geologického ústavu*, 49. svazek.

Krings, M., Taylor, T. N., Taylor, E. L., Dotzler, N., Walker, Ch. (2011). Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids. *New Phytologist* 191: 311-314.

LePage, B. A., Currah, R. S., Stockey, R. A., Rothwell, G. W. (1997). Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene. *American Journal of Botany* 84: 410-412.

Němejc, F. (1959). Paleobotanika 1. díl. ČSAV Praha.

Remy, W., Taylor, T. N., Hass, H., Kerp, H. (1994). Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 11841-11843.

Selosse, M.-A., Roy, M., Těšitelová, T. (2014). Rostliny, které se živí houbami. *Živa* 6/2014: 266-269.

Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, Ch. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.

Smith, S. E., Read, D. J. (2008). Mycorrhizal symbiosis. Elsevier. 3. vydání.

Stockey, R. A., Rothwell, G. W., Addy, H. D., Currah, R. S. (2001). Mycorrhizal association of the extinct conifer *Metasequoia milleri*. *Mycological Research* 105: 202-205.

Strullu-Derrien, Ch., Kenrick, P., Pressel, S., Duckett, J. G., Rioult, J., Strullu, D. (2014). Fungal associations in *Horneophyton lingeri* from the Rhynie Chert (c. 407 million year old) closely resemble those in extant lower land plants: novel insights into ancestral plant-fungus symbioses. *New Phytologist* 203: 964-979.

Stubblefield, S. P., Taylor, T. N., Trappe, J. M. (1987a). Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 74: 1904-1911.

Stubblefield, S. P., Taylor, T. N., Seymour R. L. (1987b). A possible endogonaceous fungus from the Triassic of Antarctica. *Mycologia* 79: 905-906.

Taylor, T. N., Remy, W., Hass, H., Kerp, H. (1995). Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* 87: 560-573.

Taylor, T. N., Kerp, H., Hass, H. (2005). Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 5892-5897.

Taylor, T. N., Taylor, E. L., Krings, M. (2009). Paleobotany – The biology and evolution of fossil plants. Elsevier. 2. vydání.

Taylor, T. N., Krings, M., Taylor, E. L. (2015). Fossil Fungi. Elsevier.

Urfus, T., Vít, P. (2009). Plavuníky – tajemní návštěvníci z pravěku. *Živa* 6/2009: 251-253.

Vohník, M. (2006). Interakce v rhizosféře erikoidně mykorhizních rostlin. Disertační práce, katedra fyziologie rostlin Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.

Vohník, M. (2008). Wood Wide Web – rostliny na síti. *Živa* 5/2008: 199-201.

Wang, B., Qiu, Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.